

Les *Diplocynodon* (Reptilia, Crocodylia) de l'Orléanien (Miocène inférieur à moyen) de France

Léonard GINSBURG

Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Christian BULOT

La Guilbarderie, 17810 Nieul-les-Saintes (France)

RÉSUMÉ

MOTS CLÉS

Reptilia,
Crocodylia,
Miocène,
France,
Tertiaire,
Europe.

La découverte d'un crâne complet de *Diplocynodon* dans les sables de Bézian à La Romieu (Gers) permet d'identifier spécifiquement le petit crocodylien de la base de l'Orléanien (MN4) à *Diplocynodon styriacus*. Il diffère principalement du *Diplocynodon ratelii* de Saint-Gérard-le-Puy (MN2a) par un museau plus fin et plus allongé. L'analyse des caractères crâniens montre que *Diplocynodon* est à rattacher aux Crocodylinae.

ABSTRACT

KEY WORDS

Reptilia,
Crocodylia,
Miocene,
France,
Tertiary,
Europe.

The recent discovery of a complete skull of the crocodylian *Diplocynodon* in the continental sands of Bézian at La Romieu (Gers), the age of which is MN4, allows the specific determination of the *Diplocynodon* of the Orleanian time. It is identical to *Diplocynodon styriacus* of MN6. It differs chiefly from *Diplocynodon ratelii* from Saint Gérard-le-Puy (MN2a) by a slender, narrower snout. *Diplocynodon* is included in the Crocodylinae.

INTRODUCTION

Diplocynodon est un crocodylien de petite taille caractérisé principalement par le grand développement, en véritables crocs, des troisième et quatrième dents mandibulaires et des quatrième et cinquième dents maxillaires. Le genre est connu en Europe depuis l'Éocène moyen avec *Diplocynodon darwini* de Messel (Allemagne) jusqu'au Miocène supérieur avec *Diplocynodon levantinum* de Radajewo en Bulgarie. En France il est principalement connu par l'espèce-type du genre, *Diplocynodon ratelii*, trouvée en assez grande abondance dans les calcaires à phryganes de la région de Saint-Gérard-le-Puy, dans l'Allier (MN2a). Plus haut dans la série stratigraphique, des spécimens épars – fragments de mandibules, dents isolées – ont été trouvés dans les sables de l'Orléanais (MN3 + MN4), mais jamais de pièce assez complète pour permettre une détermination spécifique. La pièce la plus complète était une mandibule des sables de l'Orléanais que Berg (1966, pl. 3, fig. 16) a figurée sous le nom de *Diplocynodon* cf. n.sp. En l'absence de crâne, il n'a pas osé aller plus loin dans sa détermination. Nous avons retrouvé depuis deux crânes juvéniles à Artenay (MN4a) en 1964, ainsi qu'une tête d'adulte complète dans les sables continentaux de Bézian à La Romieu (MN4b), en 1984. Ce nouveau matériel nous permet d'avancer aujourd'hui une détermination plus précise.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Ordre CROCODYLIA Linné, 1758

Sous-ordre EUSUCHIA Huxley, 1875

Famille CROCODYLIDAE Cuvier, 1807

Sous-famille CROCODYLINAE Cuvier, 1807

Genre *Diplocynodon* Pomel, 1847

ESPÈCE-TYPE. — *Diplocynodon ratelii* Pomel, 1847.

DIAGNOSE. — Crocodile de taille modeste, troisième et quatrième dents mandibulaires à peu près égales et de taille beaucoup plus forte que les autres dents mandibulaires ; quatrième et cinquième dents maxillaires de même taille et plus fortes que les autres dents supérieures. Présence d'une forte échancrure sur la mâchoire supérieure à la limite prémaxillaire-maxillaire pour loger les deux crocs mandibulaires (dents 3 et 4).

Espace important sur la mandibule entre les deux premières dents d'une part, et les dents n° 3 et 4 d'autre part. Absence de cloison médiane à la narine externe mais cloison médiane à la narine interne, qui est en position très reculée. Revêtement dermique important, constitué de plaques osseuses épaisses, fortement sculptées et munies d'une crête plus ou moins médiale. Les plaques dorsales sont disposées en trois rangées longitudinales de chaque côté de l'axe du corps. Présence de plaques ventrales non sculptées au niveau du thorax.

POSITION SYSTÉMATIQUE

La position systématique de *Diplocynodon* a suscité plusieurs commentaires. Parmi les auteurs modernes, Kälin (1955) l'a placé dans la sous-famille des Crocodylinae tandis que Thenius (1955), Romet (1956), Berg (1966), Kuhn (1968), Bufferaut & Cornier (1982) ainsi que Steel (1973) l'ont placé dans celle des Alligatorinae. Antunes & Ginsburg (1989) l'ont aussi placé chez les Alligatorinae, mais en soulignant que le problème de son appartenance à l'une ou l'autre sous-famille méritait une discussion plus approfondie, discussion justifiée lots ou après l'étude des nouveaux matériaux d'autres gisements de France (c'est-à-dire les matériaux d'Artenay et de Bézian qui sont l'objet et le prétexte au présent travail). Berg (1966) note que la plupart des caractères crâniens de *Diplocynodon* sont plus proches des Crocodylinae que des Alligatorinae mais penche finalement pour un rattachement aux Alligatorinae en raison de la plus grande ressemblance de son revêtement dermique avec les alligators.

Réexaminons donc ces arguments. En ne retenant que les caractères probants, nettement opposés dans les deux sous-familles, nous notons que les Alligatorinae montrent les caractères suivants (avec indication symétrique, entre parenthèses, des caractères observés chez les Crocodylinae) :

1. La dent maxillaire la plus forte est la quatrième (la cinquième).
2. Absence d'échancrure à la mâchoire supérieure à la limite prémaxillaire-maxillaire pour loger la quatrième dent inférieure (présence d'une forte échancrure).
3. Série dentaire supérieure en position plus latérale que la série dentaire inférieure (les deux

séries dentaires sont au même niveau, de sorte que les dents supérieures et inférieures se chevauchent sur la même ligne).

4. Espace notable en arrière des quatrième, cinquième et sixième dents maxillaires, surtout en arrière de ces deux dernières (espace notable en arrière des cinquième, sixième et septième dents maxillaires).

5. Museau court, presque toujours large (museau généralement plus étroit et plus allongé).

6. Partie interne du processus rétroarticulaire convexe (concave).

7. Épine antérieure du quadratojugal absente ou très réduite (présente).

8. Partie du quadratojugal participant au bord de la fosse temporale inférieure large et à peine pointue (étroite et pointue).

9. Cloison médiane divisant en deux la narine externe (absence de cloison).

10. Narine interne avec cloison médiane (en général sans cloison médiane).

11. Crête sur le bord postérieur de la narine interne (absence).

12. Nasaux relativement longs, participant généralement au bord des narines externes (ne participent généralement pas, mais il y a des exceptions).

Chez *Diplocynodon*, on constate :

1. La dent maxillaire la plus forte est la cinquième (comme chez les *Crocodylinae*).

2. Il y a une forte échancrure au niveau de la suture prémaxillaire-maxillaire pour loger la quatrième dent mandibulaire (comme chez les *Crocodylinae*).

3. Les séries dentaires supérieure et inférieure s'engrènent parfaitement, selon la ligne médiale des dents. En particulier, il y a, pour loger la dent antagoniste, un creux profond en arrière des dents maxillaires 5, 6, 7 et 8. Ces dépressions débordent parfois sur le côté interne du maxillaire, mais le point le plus profond de ces dépressions est toujours dans l'axe de la série dentaire supérieure.

Sur le crâne d'Artenay AR 690, il y a même une encoche entre les dents maxillaires 3 et 4, puis en arrière des dents maxillaires 5, 6, 7 et 8. Au-delà, en arrière des dents 9 et 10, il n'existe plus qu'une petite dépression faible et légèrement décalée vers l'intérieur du palais.

Sur le crâne d'Artenay Ar 693, il existe de même une dépression profonde en arrière des dents 5, 6, 7, 8 ; en arrière de la neuvième dent maxillaire il n'existe plus qu'une dépression bien plus faible et décalée du côté interne.

Sur le crâne de Bézian, il y a une dépression identique, profonde, en arrière des dents maxillaires 5, 6, 7 ; une dépression beaucoup plus petite et déplacée du côté interne existe en arrière respectivement des dents maxillaires 8, 9, 10, 11.

Sur le crâne de Saint-Gérand-le-Puy SG 539 des dépressions de même type existent en arrière des cinquième, sixième et septième dents maxillaires. Une dépression plus faible, et légèrement décalée intérieurement, existe en arrière de la huitième et, à peine marquée et plus décalée du côté interne, en arrière de la neuvième dent maxillaire.

Sur le maxillaire SG 553 de Saint-Gérand-le-Puy des dépressions identiques existent en arrière des cinquième et sixième dents ; l'alvéole qui suit la septième dent est moins profond et décalé légèrement du côté interne ; l'alvéole en arrière de la huitième dent est à peine marqué et bien décalé intérieurement.

Enfin, sur le maxillaire de Saint-Gérand-le-Puy SG 550 (Vaillant 1872, figs 15-16), qui est de très forte taille, les dents sont plus serrées entre elles et il n'existe aucun alvéole situé en arrière d'une quelconque dent, mais il n'y a pas de dépressions profondes pour loger les dents mandibulaires, qui devaient, vu la taille du spécimen, être également très fortes ; on note seulement une petite dépression faible et déplacée du côté lingual en arrière des cinquième, sixième, septième et, encore moins marquée, des huitième et neuvième dents. Sur le même maxillaire, la dépression pour loger la quatrième dent mandibulaire est profonde et située juste en avant de la première dent maxillaire, parfaitement dans l'axe des dents maxillaires.

On notera que sur un crâne juvénile de *Crocodylus niloticus* de notre collection, des alvéoles pour loger les dents antagonistes existent à la suite des première, deuxième, troisième, quatrième, sixième, septième dents maxillaires, mais celui situé en arrière de la huitième dent est beaucoup plus faiblement indiqué et légèrement décalé du côté lingual.

Il apparaît que chez *Diplocynodon*, du moins chez

TABLEAU 1. — Caractères crâniens de *Diplocynodon* par rapport aux Crocodylinae et aux Alligatorinae.

	Alligatorinae	Diplocynodon	Crocodylinae
1. Dent maxillaire la plus forte	4 ^e	5 ^e	5 ^e
2. Forte échancrure à la limite Pmx-Max	—	+	+
3. Dents sup. et inf. sur la même ligne	—	+	+
4. Espace après la septième dent supérieure	—	±	+
5. Museau étroit et allongé	—	+	+
6. Face interne processus rétroarticulaire concave	—	+	+
7. Forte épine antérieure au quadratojugal	—	+	+
8. Partie du quadratojugal participant au bord de la fosse temporale inférieure étroite et pointue	—	+	+
9. Cloison médiane à la narine externe	+	—	—
10. Cloison médiane à la narine interne	+	+	±
11. Crête sur le rebord postérieur de la narine interne	+	—	—
12. Nasaux allongés, pointus, atteignant la narine externe	±	—	±

les formes du Miocène, les dents antérieures et médianes s'engrènent bien entre elles selon l'axe des dents maxillaires, mais il y a un léger déplacement vers l'intérieur des dents mandibulaires postérieures.

Ce caractère de l'occlusion dentaire est donc finalement du même type que chez les Crocodylinae.

4. Sur le matériel de Saint-Gérard-le-Puy, Artenay et Bézian, un espace important existe en arrière des cinquième, sixième et septième, voire huitième dents maxillaires, comme chez les Crocodylinae. Cependant, ce caractère semble moins marqué chez *Diplocynodon darwini*.

5. Par son allongement, le museau est plus proche du type Crocodylinae, dès l'Éocène.

6. La partie interne du processus rétroarticulaire de la mandibule est très nettement concave, comme chez les Crocodylinae.

7. Ce caractère est difficile à observer car le quadratojugal est rarement bien conservé. Chez *Diplocynodon darwini*, d'après le schéma donné par Berg (1986, fig. 1a), le quadratojugal semble incomplet au niveau de l'emplacement de la pointe antérieure. Sur le crâne de Saint-Gérard-le-Puy SG 539 (type de *Diplocynodon aedueus*) il semble qu'il y ait, si la cassure n'est pas trom-

peuse, une petite épine antérieure. Sur le crâne d'Artenay Ar 690 il y a une petite pointe antérieure sur le quadratojugal gauche, et peut-être sur le droit. Sur le crâne de Bézian, le quadratojugal se termine en pointe émoussée près de la suture avec le carré. Enfin, il y a une épine bien nette sur le crâne de *Diplocynodon tormis* (Buscalioni *et al.* 1992, figs 4-5). La structure est donc du type Crocodylinae.

8. La partie antérieure du quadratojugal qui participe au bord postérieur de la fosse temporale inférieure est étroite et allongée, pointue du côté interne, comme chez les Crocodylinae.

9. Les narines externes ne sont pas cloisonnées, comme chez les Crocodylinae.

10. Il y a une cloison médiane séparant en deux les choanes comme chez certains Alligatorinae, mais aussi comme chez certains Crocodylinae (*Crocodylus niloticus*). Ce caractère n'est donc pas déterminant.

11. Il n'y a pas de crête limitant les choanes en arrière, comme chez les Crocodylinae.

12. Les nasaux sont étroits et ne participent pas (c'est le cas chez *Diplocynodon darwini*, ainsi que sur le crâne-type de *Diplocynodon steineri* et le crâne de *Diplocynodon ratelli* MA 2275 du Muséum de Bâle) ou participent à peine (comme

sur le crâne de *Diplocynodon ratelii* SG 539 du Muséum de Paris, ainsi que sur les crânes d'Artenay et de Bézian) à la formation du bord postérieur de la narine interne. Ce caractère rapproche donc encore *Diplocynodon* des Crocodylinae.

Aux caractères établis par Kälin (1933) lors de la création de la sous-famille des Alligatorinae, nous en ajouterons deux :

13. La face médiale de chaque hémimandibule est percée de trois ouvertures :

- 1) une haut placée, bordée par l'os coronôide et l'os splénial, et nommée fenêtre suprameckélienne (= fenêtre intermandibulaire supérieure = *fenestra intermandibularis medius*). Le rameau intermandibulaire médian (*ramus intermandibularis medius*) du nerf trijumeau (V_3) l'emprunte ;
- 2) une placée plus bas, allongée et toujours bien développée, à la limite de l'angulaire et du splénial ; c'est la fenêtre inframeckélienne (ou fenêtre intermandibulaire inférieure = *fenestra intermandibularis caudalis*) pour le passage du *ramus intermandibularis caudalis* du V_3 ;
- 3) plus en avant et à mi-hauteur, au milieu du splénial, un foramen, dit foramen intermandibulaire antérieur (ou *foramen intermandibularis oralis*) par où passe le *ramus intermandibularis oralis* du nerf V_3 (Schumacher 1973, fig. 29 ; Iordansky 1973, fig. 11).

Chez *Crocodylus*, *Alligator* et *Diplocynodon*, la fenêtre inframeckélienne (= fenêtre intermandibulaire postérieure = *fenestra intermandibularis caudalis*) est bien développée. Il n'en est pas de même des deux autres ouvertures. Chez *Crocodylus*, la fenêtre suprameckélienne (= fenêtre intermandibulaire supérieure = *fenestra intermandibularis medius*) est assez grande et forme une petite ouverture ronde de plusieurs millimètres de diamètre tandis que le foramen intermandibulaire antérieur est extrêmement réduit, jusqu'à être difficilement repérable. Chez *Alligator* la situation est inverse : l'ouverture intermandibulaire supérieure est si réduite que le seul nom qu'elle porte est celui de « foramen » (et non de *fenestra*) *intermandibularis medius*, tandis que l'ouverture antérieure est toujours bien visible, quoique petite. Chez *Diplocynodon*, le *foramen intermandibularis oralis* est insignifiant voire invisible tandis que l'ouverture postéro-

supérieure est bien développée en fenêtre (fenêtre intermandibulaire supérieure ou fenêtre suprameckélienne). La disposition de ces deux ouvertures y est donc de type Crocodylinae.

14. Un dernier caractère porte sur les ostéodermes. Huxley (1859) a noté que les ostéodermes ventraux de *Crocodylus hastingiae* (devenu *Diplocynodon bantonienensis*) sont divisés en deux par une cassure transversale comme chez les caïmans. Berg a privilégié ce caractère (Berg 1966 ; Keller & Schaaf 1988), ce qui l'a amené à placer *Diplocynodon* chez les Alligatorinae. Mais ce caractère est bien isolé parmi les autres caractères des plaques osseuses dermiques de *Diplocynodon*, chez qui la carapace dorsale est formée de plaques s'engrenant les unes sous les autres, l'avant de chaque plaque étant lisse et aminci pour venir sous l'arrière de la plaque située immédiatement en avant. Or rien de tel chez les *Crocodylus* et les *Alligator*, chez qui les plaques dorsales sont sculptées sur toute leur surface externe et isolées des plaques voisines. Les plaques dorsales des genres *Crocodylus* et *Osteolemus* se touchent, alors que celles des *Alligator* sont séparées. Il y a donc plus de ressemblance entre *Diplocynodon* et les Crocodylinae. Nous pensons que l'articulation supplémentaire, intra-ostéoderme, des plaques ventrales chez *Alligator* et *Diplocynodon* est plutôt un caractère acquis par convergence, et dont la signification est toute pratique : donner à la carapace plus de souplesse.

Une dernière remarque : la position systématique que nous proposons est peut-être précaire car de Broin (*in* Michard *et al.* 1990) suggère que *Diplocynodon* pourrait constituer une famille indépendante. Notons cependant que par certains caractères, les formes miocènes de *Diplocynodon* sont nettement plus « crocodiliennes » que les plus anciennes. Ainsi la partie du quadratojugal qui participe au bord postérieur de la fosse temporale inférieure est plus large chez *Diplocynodon darwini* que sur les spécimens d'Artenay ou de Bézian, se rapprochant par là un peu moins des Crocodylinae. De même les nasaux de *Diplocynodon darwini* paraissent plus larges que chez les formes plus récentes. Mais nous pensons qu'il n'est pas étonnant de trouver chez les représentants les plus anciens d'une

lignée des caractères encore proches de ceux d'une lignée-sœur, comme le sont les Alligatorinae par rapport aux Crocodylinae.

Diplocynodon styriacus (Hofmann, 1885)

Crocodylus (Alligator) styriacus Hofmann, 1885 : 33, pls XI-XV.

Synonymes :

Crocodylus butikonensis H. V. Meyer, 1856 : pl. XII.

Crocodylus steineri Hofmann, 1885 : 27, pls XI-XIII.

Autres références :

Diplocynodon styriacus – Thenius 1955. – Berg 1966 : pl. 3, figs 17-18.

Diplocynodon sp. – Berg 1966 : 37, pl. 3, fig. 16.

Diplocynodon cf. *styriacus* – Ginsburg & Janvier 1970 : 437.

Diplocynodon sp. – Antunes & Ginsburg 1989 : 85, pl. 1, fig. r-6 ; 1989 pl. III, figs 1-6.

Cette espèce devrait *a priori* se nommer *Diplocynodon butikonensis* mais Thenius (1955) et Berg (1966) ont préféré le nom de *Diplocynodon styriacus*, le matériel mandibulaire attribué à cette espèce étant plus caractéristique. Nous les suivons sur ce point.

DIAGNOSE. — *Diplocynodon* voisin de *D. ratelii* mais s'en distinguant par un crâne plus étroit ; formule dentaire 5+17/19, proportions du crâne l/L = 45 à 50. Région antérieure de la mandibule plus étroite avec angle des deux hémimandibules plus petit.

TYPE. — Mandibule de Schöneck près de Wies (Autriche), figurée par Hofmann (1885, pl. XIV, fig. 1) et Berg (1966, pl. 3, fig. 18). Collection Geol. Paläontol. Inst. Graz, n° 1886/XII/1.

ÂGE. — MN3? – MN4 – MN5.

MATÉRIEL. — La plupart des os du squelette, tant céphalique qu'appendiculaire, sont incomplets. Nous indiquons quand ils ne le sont pas.

Artenay (Loiret), MN4a.

Crâne : Ar 690 (complet) ; 241 x 107 mm), Ar 692 (subcomplet, privé de ses prémaxillaires ; l = 109 mm) ; prémaxillaire : Ar 1398 (complet), 6226 ; nasal : Ar 1385 ; maxillaire : Ar 6227-6228 ; jugal : Ar 1371 à 1378 (1371, 1374 et 1376 subcomplets) ; frontal : Ar 1390 à 1394 ; pariétal : Ar 1395 à 1397 ; postorbitaire : Ar 1386-1387 ; fragment comportant le frontal, le pariétal, le supraoccipital (subcomplets), le squamosal, le carré, l'exoccipital gauches (complets) : Ar 6224 (anc. coll. n° 49) ; fragment comportant

le basioccipital, le basisphénoïde et la partie postéromédiane des ptérygoïdes ; Ar 1433 ; basioccipital : Ar 1383, 1384, 1433, 6247 (tous complets) ; carré : Ar 1414 ; dentaire : Ar 1356 à 1361, 1408 à 1410, 1413, 6221 à 6223, 6229 à 6231 ; angulaire : Ar 1360, 1363-1364, 1366 à 1370, 6233 à 6235 (1364 subcomplet) ; surangulaire : Ar 1379 à 1382 ; articulaire : Ar 1399 à 1406 (1399 à 1402, 1405-1406 subcomplets) ; dents isolées : Ar 920 à 1355 ; vertèbres : Ar 688, 706 à 715, 717 à 748, 4509, 4904-4905, 5501-5502, 5504 à 5526 ; scapula : Ar 1440 (subcomplète) ; coracoïde : Ar 1436 ; humérus : Ar 1416 à 1421 (1417-1418, 1420 complets) ; cubitus : Ar 1435, 1438 ; ilion : Ar 1437 (subcomplet) ; fémur : Ar 1422-1423 (subcomplets), 1424-1425, 1427 (subcomplet), 1428 à 1432 ; cinquième métatarsien : Ar 5483 (subcomplet) ; première phalange : Ar 9, 5489 à 5491 (complètes) ; ostéodermes : Ar 677 à 681, 694 à 705, 749 à 752, 759 à 887.

Aérotain à Chevilly près d'Artenay (Loiret), MN4b. Squamosal : Or 832 ; dentaire ; Or 831 ; articulaire : Or 833-834 ; dents isolées : Or 845 à 905 ; vertèbre : Or 835 ; ostéodermes : Or 838 à 844.

Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loir), MN4b.

Frontal : Ba 2997 (subcomplet), 2999 ; jugal : Ba 2996 (subcomplet), 3000 ; dentaire : Ba 3002 ; surangulaire : Ba 2998, 3001, 3004, 3008-3009 ; dents isolées : Ba 3141 à 3165 ; fémur : Ba 2994 (subcomplet), 2995 ; ostéodermes : Ba 3005-3006, 3010 à 3016.

Chevilly (Loiret), MN4b.

Jugal : CHE 113, 119 ; squamosal : CHE 114 ; ectroptérygoïde : CHE 117 ; dentaire : CHE 120 ; angulaire : CHE 112 (subcomplet) ; angulaire et splénial en connexion ; CHE 116 ; surangulaire : CHE 123 ; troisième (ou quatrième) dent inférieure : CHE 121 ; ostéodermes : CHE 118, 122, 124-125, 128-129.

Orléanais (sans indication de localité), MN3 ou 4. Maxillaire : Or 271 à 274 ; frontal : Or 269 ; jugal : Or 270 ; dentaire : Or 268a et b (avec n° 1884-4) (Berg 1966, pl. 3, fig. 16) (subcomplets) ; angulaire : Or 277 (subcomplet), 278 ; surangulaire : Or 276 (subcomplet) ; articulaire : Or 275.

Suèvres (Loir-et-Cher), MN4b.

Dent isolée : Or 906 ; vertèbre : Or 907 ; ostéodermes : Or 908 à 911.

Lasse (Maine-et-Loire), MN3 ou MN5.

Jugal : Fs 3502 ; frontal : Fs 3248.

Pontigné (Maine-et-Loire), MN3 ou MN5.

Maxillaire : Fs 5135 ; jugal : 5141 (Antunes & Ginsburg 1989, pl. 1, fig. 6), 5590 ; frontal : Fs 3451, 4428, 5377, 5569 ; pariétal : Fs 5140, 5532-5533, Fs 5136 ; pariétal et supraoccipital en connexion (subcomplets) : Fs 5136 ; squamosal : Fs 3450, 3453 ; dentaire : Fs 5471, 5524 (Antunes & Ginsburg 1989, pl. III, fig. 1), 5571, 5573, 5578, 5587 ; angulaire : Fs

3249, 5131 (subcomplet), 5134, 5526 ; surangulaire : Fs 3520, 3530, 6260.

Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). MN5, peut-être remanié de MN3.

Dentaire : M 5205.

Saint-Michel-sur-Loire (Indre-et-Loire). MN3 ou MN5.

Surangulaire : Fs 5390.

Lasse, Pontigné, Noyant-sous-le-Lude, Dénezé-sous-le-Lude (Maine-et-Loire), Cléré-les-Pins, Savigné-sur-Lathan, Saint-Michel-sur-Loire (Indre-et-Loire), MN3 ou MN5. Dents isolées et ostéodermes (cf. Antunes & Ginsburg 1989 : 85).

Pellecahus à La Romîeu (Gers), MN4b (bas).

Jugal : LRM 979 ; surangulaire : LRM 980 ; dent isolée : LRM 977 ; ostéodermes : LRM 978, 981.

Bézian à La Romîeu (Gers), MN4b.

Tête complète (crâne et mandibule) BE 8401 - l. x 1 du crâne = 355 x 180 mm ; squamosal : LRM 78 (subcomplet), 82 ; basioccipital : LRM 75 (complet) ; dentaire : BE 7129, 7701 ; angulaire : BE 77 ; surangulaire : LRM 73 (complet) ; dents isolées LRM 1091 à 1097 ; ostéodermes : BE 8401 c à w ; vertèbre : LRM 57-58, 60, 69 ; plaques dermiques : LRM 79 à 81, 83-84 ; tibia : LRM 62.

Pontlevoy-Thenay (Loir-et-Cher), ancienne collection, MN5.

Ectoptérygoïde : FP 1561 ; carré : FP 1571, 1592 ; articulaire : FP 1461 ; humérus : FP 1356, 1574 (subcomplet), 1586 ; fémur : FP 1184-1185 ; métatarsien : FP 1566, 1584 ; vertèbre : FP 1189 à 1193, 1377, 1555.

Les Gandes à Thenay (Loir-et-Cher), fouilles 1977, MN5.

Frontal : FP 2843 ; dentaire : FP 2842, 2936, M 5204 ; angulaire : FP 2865 à 2867, 2939 ; dents isolées : FP 2833 à 2841, 2929 à 2935 ; vertèbre : FP 2844 ; ostéodermes : FP 2845 à 2852, 2938 ; humérus : FP 2862, 2940 ; fémur : FP 2864.

Bossée et Mantelan (Indre-et-Loire), MN5.

Cinq dents isolées (Lecointre 1910, pl. XI, figs 1-2) ; quatre ostéodermes (Lecointre 1910, fig. 5).

DESCRIPTION

Crâne (Figs 1-5)

Le crâne est allongé et en forme de triangle isocèle très étiré. Le museau est arrondi à l'avant et présente une constriction en arrière des prémaxillaires. L'orifice nasal externe est impair et unique, bien arrondi à l'avant comme à l'arrière.

Les orbites sont allongées et séparées des fosses temporales inférieures par une barre en retrait sur la face supérieure du crâne.

Les fosses temporales supérieures sont petites, en ovale légèrement allongé, creusées sur la table crânienne bien quadrangulaire.

Tous les os de la face supérieure du crâne sont profondément sculptés, sauf ceux qui sont en retrait par rapport au revêtement peaucier, c'est-à-dire la barre séparant l'orbite de la fosse temporale inférieure, le quadratojugal et les parties du jugal et du squamosal attenantes.

En *norma ventralis*, les fosses palatines sont très importantes. Elles occupent sensiblement les deux tiers de la moitié postérieure de la face inférieure du crâne. Leur bord antérieur se trouve au niveau de la dixième dent maxillaire. Les choanes, en position très reculée, sont placés au niveau de la partie postérieure des fosses temporales inférieures. Ils sont plus larges que longs, avec un bord dédoublé à l'avant et simple à l'arrière ; le bord postérieur forme une petite crête.

Prémaxillaire. Le prémaxillaire est un os allongé du côté médial et arrondi latéralement (relevé légèrement en vue latérale). L'orifice nasal est placé plus antérieurement que chez *Crocodylus*. Le toit de l'os est continu alors que chez *Crocodylus*, il est parfois percé d'un petit orifice correspondant au fond de la dépression ménagée pour loger la première dent mandibulaire.

Le prémaxillaire porte cinq alvéoles dentaires. Le premier est situé très près de la symphyse, le deuxième est séparé du premier par un espace important, occupé par un creux destiné à recevoir la dent antagoniste. Un espace important sépare le deuxième du troisième alvéole prémaxillaire, le troisième et le quatrième alvéoles dentaires ont un diamètre plus grand, correspondant à deux dents prédominantes, développées en crocs. Elles sont serrées l'une contre l'autre. Le cinquième alvéole est plus petit et suivi d'une forte dépression.

Maxillaire. Le maxillaire est un os allongé et étroit. La série dentaire est placée en position très externe comme chez *Crocodylus*. Le nombre des dents maxillaires est de dix-sept, sur le crâne de Bézian comme sur les deux crânes d'Artenay. Les dents les plus fortes, comme chez *Diplocynodon ratelii* et le type de *Diplocynodon steineri*, sont les quatrième et cinquième, puis les dixième, onzième et douzième. En arrière, les alvéoles sont

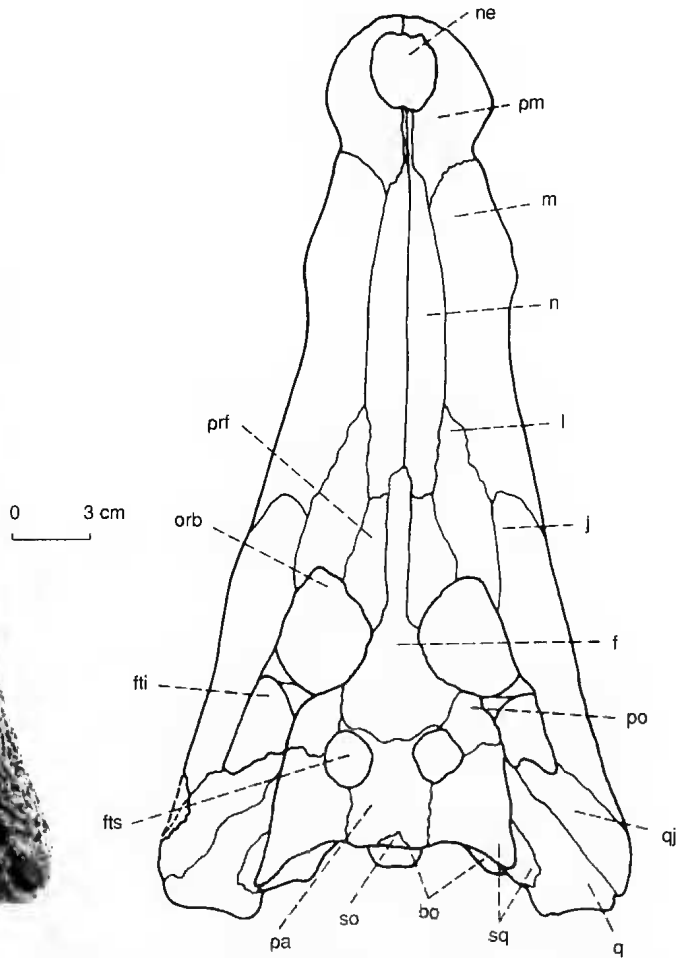
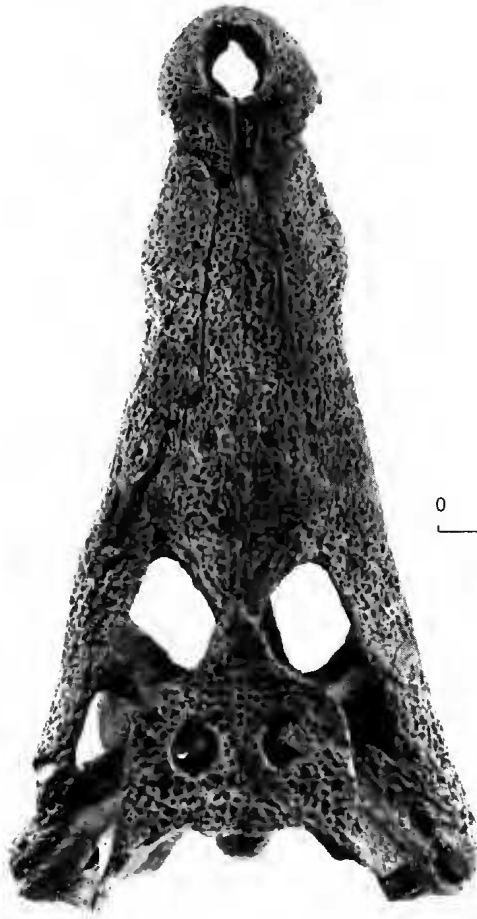


FIG. 1. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face supérieure. **Bo**, basioccipital ; **bs**, basisphénoïde ; **ch**, choanes (narines internes) ; **co**, condyle occipital ; **ec**, ectoptérygoïde ; **eo**, exoccipital ; **f**, frontal ; **faf**, foramen artère faciale ; **fcp**, foramen carotidien postérieur ; **fi**, foramen intertympanicum ; **fm**, foramen magnum ; **fv**, foramen nerf V ; **fvII**, foramen nerf VII ; **fIX**, foramen nerf IX ; **fX**, foramen nerf X ; **fXII**, foramen nerf XII ; **fp**, fenêtre palatine ; **fpt**, fenêtre post-temporale ; **fr**, frontal ; **fti**, fenêtre temporelle inférieure ; **fts**, fenêtre temporelle supérieure ; **io**, incisure oblique ; **j**, jugal ; **l**, lacrymal ; **ls**, latérosphénoïde (= alisphénoïde) ; **m**, maxillaire ; **n**, nasal ; **ne**, narine externe ; **orb**, orbite ; **pa**, pariétal ; **pl**, palatin ; **pm**, prémaxillaire ; **po**, postorbitaire ; **pot**, prootique ; **prf**, préfrontal ; **pt**, ptérygoïde ; **q**, carré ; **qj**, quadratojugal ; **so**, supraoccipital ; **sq**, squamosal

régulièrement de plus en plus petits. Les maxillaires se rejoignent ventralement et forment en grande partie le plancher du palais.

Nasal. Les nasaux sont étroits, très allongés et se terminent en pointe, tant à l'avant qu'à l'arrière. Ils sont conjoints à l'avant et leur pointe extrême, très effilée, atteint le bord postérieur de la narine externe. En arrière, ils entrent en contact léger avec la pointe allongée en baguette du frontal.

Lacrymal. Les lacrymaux sont allongés, courts et étroits. Ils entrent en contact avec les nasaux et

les maxillaires à l'avant, avec les préfrontaux médialement et enfin participent vers l'arrière, mais pour une faible part, au bord antérieur des orbites. Ils sont plus étroits que ceux de *Diplocynodon darwini*.

Préfrontal. Les préfrontaux sont plus allongés et plus étroits que les lacrymaux. Ils participent au bord antéromédian de l'orbite. Ils paraissent un peu plus étroits et allongés que chez *Diplocynodon darwini*, *D. gervaisi* et *D. natelli*.

Frontal. Le frontal est un os impair, large à l'ar-

rière et terminé en baguette s'enfonçant à l'avant entre les préfrontaux jusqu'à atteindre les nasaux. Il est profondément sculpté sur sa face supérieure et il y a une véritable crête arrondie et en léger relief au-dessus de la cavité orbitaire.

Jugal. Les jugaux sont allongés, sculptés sur toute leur face dorsale et latérale. Ils forment la bordure de l'orbite et de la fosse temporale inférieure. La baguette osseuse continue qui sépare ces deux ouvertures est constituée moitié par le jugal, moitié par le postorbitaire et est séparée du toit crânien par un très fort ressaut.

Quadratojugal. Petit os mince, rarement bien conservé, entre le carré, le squamosal et le jugal, il participe au bord postérieur de la fosse temporale

inférieure où il émet une petite pointe, comme chez *Crocodylus*. Sa partie postéroexterne est sculptée.

Postorbitaire. Petit os plat et fortement sculpté sur sa face supérieure, il entre en contact avec le frontal et le squamosal. Il forme le bord antérolatéral de la fosse temporale supérieure. Le bord antérolatéral de cette face supérieure, au coin de la table crânienne supérieure, forme un angle vif, presque à angle droit, entre le bord transversal et le bord latéral chez les sujets jeunes, puis s'arrondit chez les sujets plus âgés.

Squamosal. Os complexe qui va du toit crânien, où il forme le coin postérolatéral de la table crânienne, jusqu'aux abords immédiats de l'articulation avec la mandibule, où il coiffe le carré et est

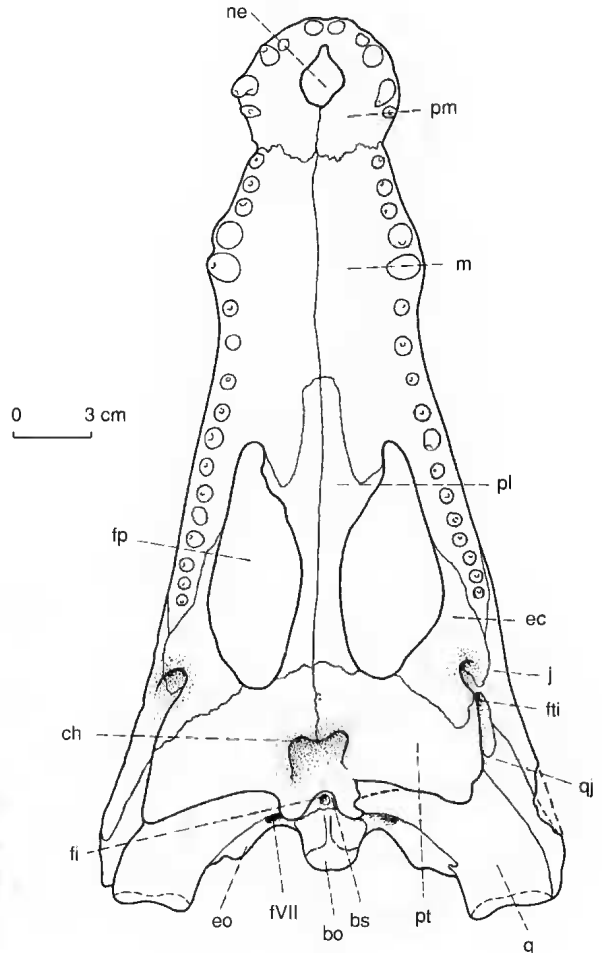


Fig. 2. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face inférieure. Légende : voir Fig. 1.

recouvert en partie par le quadratojugal. Sa partie supérieure est fortement sculptée et participe au bord postéromédial de la fosse temporale supérieure. Sa partie latérale et postérolatérale est lisse et inclinée vers le bas et l'arrière du crâne.

Pariétal. Le pariétal est un os impair situé en arrière du frontal. Il forme le bord médial des fosses temporales supérieures. Sa face supérieure est fortement sculptée.

Supraoccipital. Petit os impair, enfoncé en coin à l'arrière du pariétal sur la face supérieure du crâne où il forme une légère saillie impaire à l'arrière. Il participe surtout de la face postérieure du crâne où il porte une crête impaire et en fort relief, qui souligne bien, au-dessus du trou occipital, l'axe de symétrie du crâne.

Exoccipital. Les exoccipitaux occupent la plus grande partie de la face postérieure du crâne. Ils forment le bord supérieur du trou occipital.

Basioccipital. Os impair formant le bord inférieur du trou occipital et l'unique condyle articulaire avec la première vertèbre cervicale. Ce condyle, bien arrondi, forme un important relief en arrière de la face postérieure du crâne. Le basioccipital descend encore plus bas de chaque côté du condyle occipital et atteint presque le rebord entre la face postérieure et la face inférieure du crâne.

Palatin. En arrière des maxillaires, les palatins participent au toit du palais. Ils séparent les fosses palatines presque jusqu'à leur extrémité postérieure.

Ptéryoïde. Les ptérygoïdes sont des os larges, plats, formant en arrière des fosses palatines deux ailes inclinées vers le bas et vers l'arrière. C'est dans les ptérygoïdes, seuls, que s'ouvrent les choanes. Juste en arrière, ils sont séparés du basioccipital par le basiptérygoïde. De part et

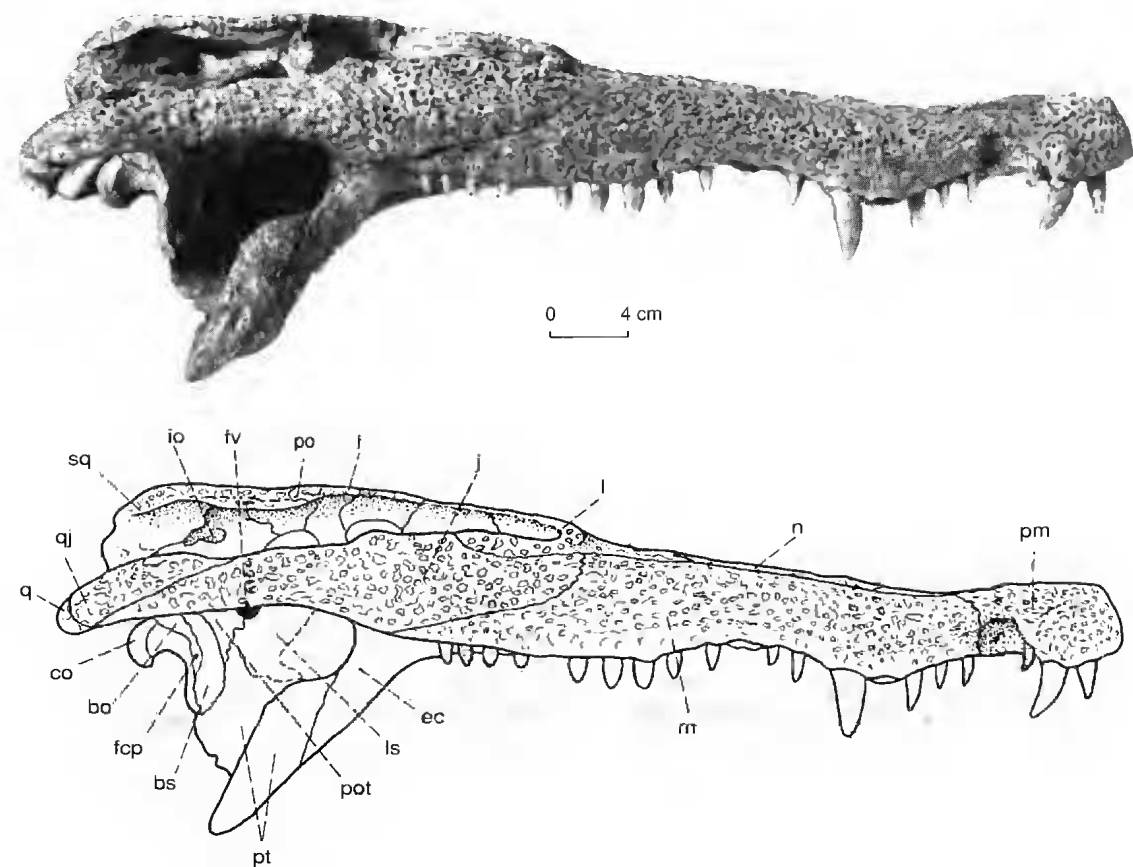


FIG. 3. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face latérale. Légende : voir Fig. 1.

d'autre de cet os, chaque ptérygoïde forme une aile libre du côté externe et est plaqué du côté médian le long du basioccipital, où il est retourné en vague.

Ectoptérygoïde. Situé entre le maxillaire, le jugal et le ptérygoïde, l'ectoptérygoïde est surtout visible sur la face ventrale du crâne. Son extrémité antérieure forme le bord postérolatéral de la fosse palatine et est en contact avec le maxillaire sur une distance correspondant au niveau des quatre dernières dents maxillaires, comme chez *Crocodylus*. Plus en arrière, comme chez ce dernier, il est relié à la face médiale du jugal sur une surface plus courte. L'ectoptérygoïde émet à l'arrière et vers le haut une petite apophyse qui participe à la base de la barre postorbitaire, mais qui est plus courte que chez *Crocodylus*. Sa partie moyenne forme une lame descendante qui est plaquée sous l'aile du ptérygoïde.

Basisphénoïde. Cet os impair n'apparaît en surface qu'en arrière des choanes où il sépare les ptérygoïdes du basioccipital. Il est percé en entonnoir par le *foramen intertympanicum*.

Prootique. Le prootique limite en arrière le foramen (ici énorme) pour le nerf trijumeau et est plaqué contre l'os carré avec lequel il est très tôt soudé. Ses limites sont difficiles à cerner.

Latérosphénoïde. Fragile, rarement conservé, ses limites sont, comme pour le prootique, difficiles à cerner.

Carré. Le carré est un os allongé transversalement, bien en contact avec le squamosal. Il forme, en une poulie renflée en boule aux deux

extrémités, la surface d'articulation avec la mandibule. Sur la face ventrale du crâne il occupe la partie postérolatérale et forme le bord postéromédial de la fenêtre temporelle inférieure ; il s'étend jusqu'au bord de la dépression au fond de laquelle s'ouvre la fenêtre ovale.

Mandibule (Figs 6-8)

Chaque hémimandibule est étroite, allongée, rectiligne, plutôt basse et largement ouverte médialement à l'arrière. La partie postérieure est creusée intérieurement en gouttière, la fosse de Meckel, où s'insèrent les muscles adducteurs de la mandibule. Cette dépression se prolonge en tunnel à l'avant pour s'ouvrir non loin de la symphyse mandibulaire. Elle forme alors une petite gorge allongée, ouverte du côté interne. La face externe de la mandibule est marquée de nombreuses sculptures. Vers l'arrière se trouve une ouverture allongée, elliptique, creusée aux dépens du dentaire de l'angulaire et du surangulaire : la fenêtre externe. Sur la face interne, un peu plus en avant, se trouvent deux ouvertures, beaucoup plus petites : la fenêtre inframeckélienne ou fenêtre intermandibulaire inférieure (= *fenestra intermandibularis caudalis*), limitée par le splénial et l'angulaire, et une seconde fenêtre plus petite, située plus haut et limitée par le coronioïde et le splénial, la fenêtre suprameckélienne ou fenêtre intermandibulaire supérieure (= *fenestra intermandibularis medius*). Cette dernière fenêtre existe chez *Crocodylus* et non chez *Alligator*. Enfin, les deux hémimandibules forment entre elles un

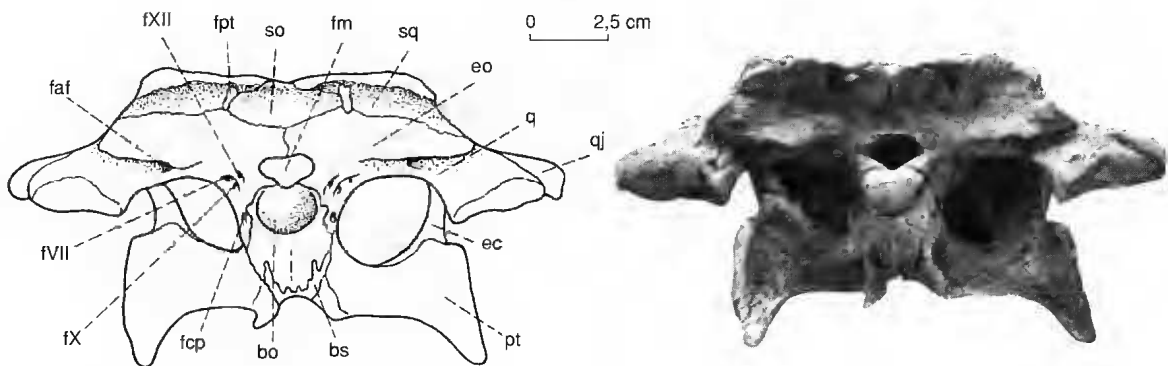


FIG. 4. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face postérieure. Légende : voir Fig. 1.

angle plus faible que chez les *Diplocynodon* plus anciens. Chaque hémimandibule comporte six os. **Dentaire.** Os pair, allongé, il occupe les deux tiers de l'hémimandibule et porte la totalité des dents inférieures. Il est profondément sculpté sur

sa face latérale. La symphyse est relativement longue et arrive en arrière au niveau de la quatrième dent mandibulaire. Les deux dentaires forment entre eux un angle nettement plus aigu que chez *Diplocynodon rate-*

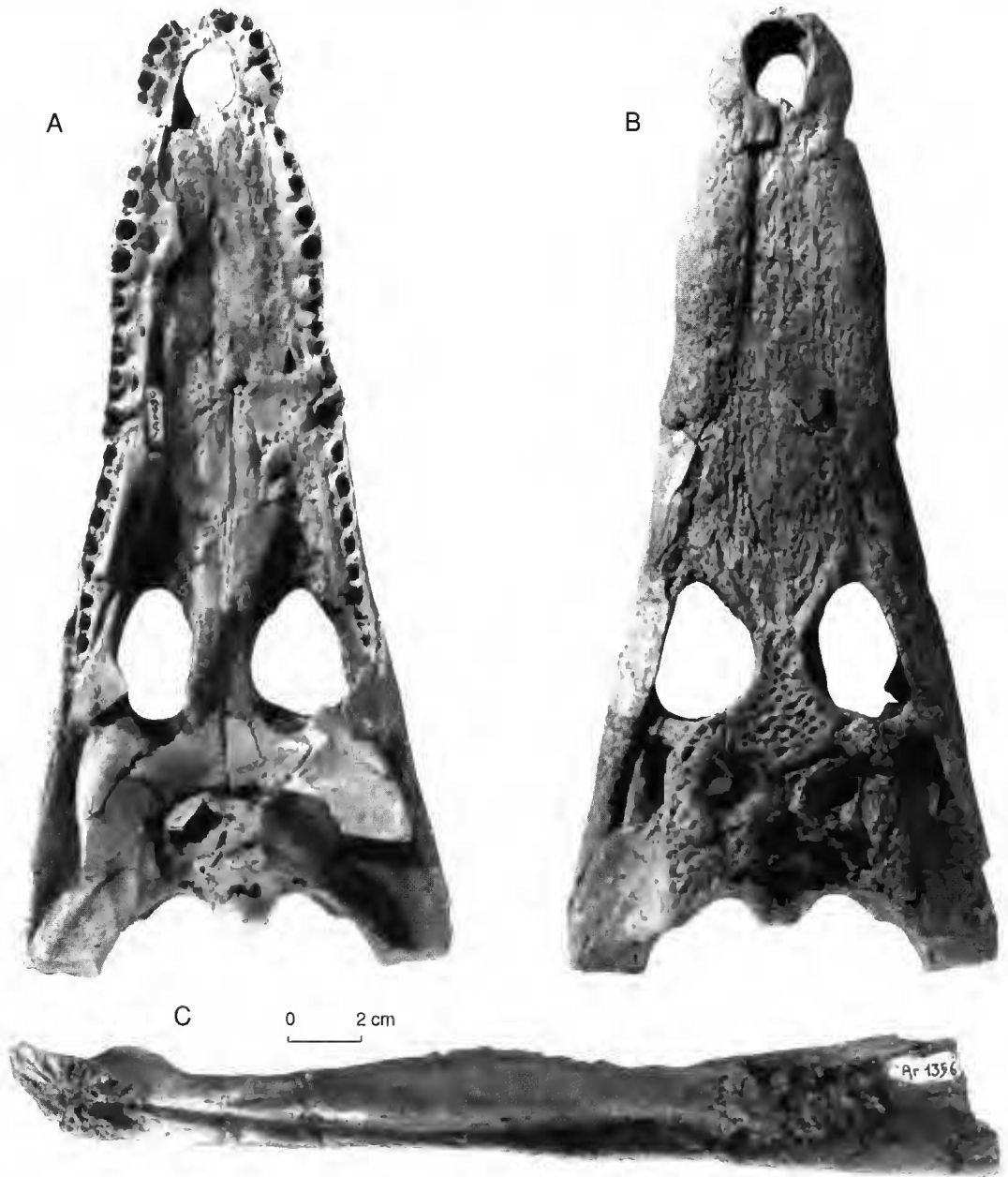


FIG. 5. — *Diplocynodon styriacus*. A, B, crâne juvénile d'Artenay (Ar 690) : A, face inférieure ; B, face supérieure. C, dentaire droit d'Artenay (Ar 1356), face linguale.

lii. À la hauteur de l'arrière de la symphyse mandibulaire, l'os est nettement plus étroit et arrondi que chez *Diplocynodon ratelii*, *D. gervaisi* et *D. darwini* où il y a sur la face supérieure une aire plate entre la série dentaire et la symphyse. Les deux dentaires forment en avant une avancée en coin. Il y a dix-neuf alvéoles dentaires (tant sur la mandibule de Bézian que sur celle d'Artenay et sur celle de l'Orléanais figurée par Berg 1966, pl. III, fig. 16). La première dent est située très en avant et très près de la symphyse

mandibulaire. La deuxième est séparée de la première comme de la troisième par un diastème important. Les troisième et quatrième dents sont les plus fortes et ce caractère est à l'origine du nom du genre. Elles sont très rapprochées l'une de l'autre ; leur pointe loge d'ailleurs dans la même encoche ménagée sur la mâchoire supérieure à la limite du prémaxillaire et du maxillaire. Les dents postérieures sont plus petites et séparées de petits diastèmes, légèrement plus importants en arrière de la sixième et de la septième dent, puis plus courts. Les alvéoles sont plus larges, correspondant à des dents plus grosses, pour les dixième, onzième et douzième dents, puis sont de plus en plus petits. L'arrière du dentaire forme le bord de la fenêtre mandibulaire externe. Sur sa face interne, il reçoit le splénial. En avant de ce contact existe une gorge étroite et profonde, parallèle au bord inférieur, et qui va jusqu'à la symphyse mandibulaire.

Angulaire. Os impair, allongé, sculpté sur sa face latérale, et largement convexe sur sa face inférieure. Il participe au bord inférieur et postérieur de la fosse de Meckel. Sur sa face inférieure il est recourbé en gouttière et rejoint le splénial.

Splénial. Os pair, lisse, plaqué contre la face interne du dentaire, il n'atteint pas la symphyse mandibulaire.

Coronoïde. Le coronoïde est un petit os plat situé sur la face interne de la mandibule. Il participe au bord antérieur de l'ouverture antérieure de la fosse de Meckel. En avant, il borde chez *Crocodylus* une petite fosse accessoire. Sur nos fossiles, l'os n'est pas conservé à ce niveau.

Surangulaire. Os impair, sculpté sur sa face latérale, le surangulaire forme le bord supérieur, allongé, de la fenêtre externe. Sa face supérieure est étroite et plate dans ses deux tiers postérieurs ; plus en avant elle est arrondie.

Articulaire. Posé sur le surangulaire, il assure l'articulation avec le crâne. En arrière de l'articulation, une longue apophyse, dite apophyse rétroarticulaire, est longitudinalement divisée en deux cupules par un ensellement. La partie interne forme une mince apophyse horizontale détachable du corps de l'os. La surface articulaire (avec le carré) est plus réduite et constituée aussi de deux cupules jumelles, mais séparées l'une de l'autre par un ensellement plus ample.



FIG. 6. — *Diplocynodon styriacus*. Mandibule de Bézian (Be 8401), face occlusale.

Dents

Les dents sont simples, courtes, coniques et sans racine. Elles ont deux carènes en faible relief, l'une à l'avant, l'autre à l'arrière. Les dix premières dents de chaque mâchoire sont faiblement recourbées du côté interne.

Squelette dermique (Fig. 9)

Comme chez *Diplocynodon ratelii*, le cou et le dos, ainsi qu'une portion du thorax, sont recouverts d'ostéodermes ou plaques dermiques. Toutes les plaques sont profondément sculptées sur la face externe.

Les plaques nuchales sont en forme de toit, dont le faitage est marqué par une forte crête sur la face dorsale. Elles sont rectilignes à l'avant et médialement ; le troisième côté dessine une grande courbe, à concavité dirigée postérolatéralement.

Les plaques dorsales étaient disposées en cinq rangées parallèles (chiffre inféré d'un squelette complet de Messel *in* Keller & Schaal 1988 ; celui de Venelles *in* Buffetaut & Cornée 1982, pl. 1) dans le sens longitudinal, de chaque côté du plan de symétrie du dos. L'avant offre une bordure lisse orientée transversalement. Une forte crête longitudinale, presque symétrique dans la

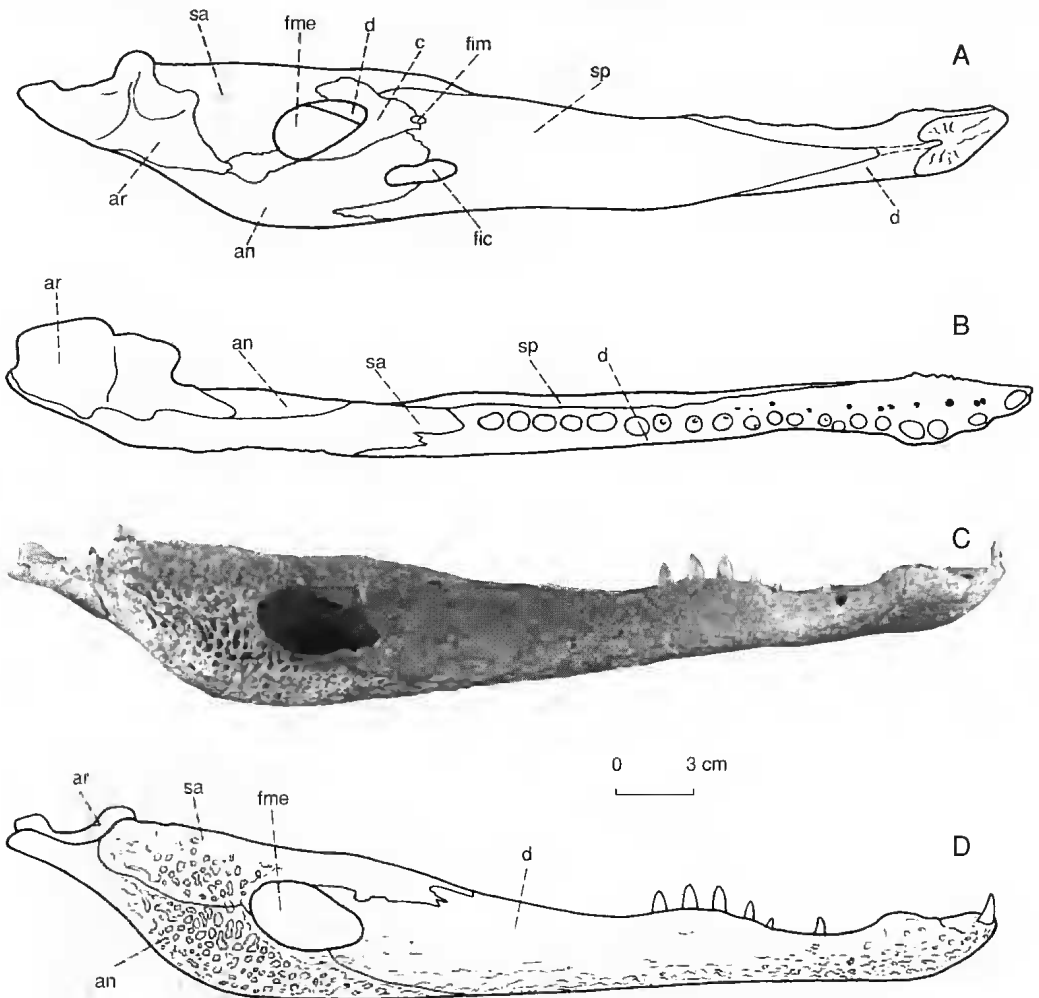


FIG. 7. — *Diplocynodon styriacus*. Mandibule de Bézian (Be 8401). A, hémimandibule gauche, face médiale. B-D, hémimandibule droite : B, face occlusale ; C, D, face latérale. an, angulaire ; ar, articulaire ; c, coronoïde ; d, dentaire ; fic, fenêtre intermandibulaire caudale ; fim, fenêtre intermandibulaire médiane ; fme, fenêtre mandibulaire externe ; sa, surangulaire ; sp, splénial.

rangée la plus centrale, est décalée vers l'extérieur sur les deuxième et troisième rangées et disparaît sur les deux dernières. À l'avant du dos, elles ont un contour quadrangulaire, à l'arrière elles deviennent plus petites et plus ovalaires.

Les plaques ventrales sont sculptées de petites fosses plus courtes et il n'y a pas de crête longitudinale.

L'armure dermique de *Diplocynodon* est originale et assez différente tant de celle de *Crocodylus* que de celle d'*Alligator*. Chez ces deux formes, les ostéodermes dorsaux sont sculptés sur toute leur face externe et ne se chevauchent pas, tandis que les ostéodermes ventraux présentent en avant un rebord lisse qui s'enfonce sous la plaque placée juste devant. Chez *Diplocynodon*, les ostéodermes dorsaux présentent en avant une bordure lisse et amincie qui s'enfonce sous la plaque placée antérieurement tandis que les plaques ventrales présentent la même disposition que chez *Crocodylus* et *Alligator*.

Les plaques dorsales lisses et amincies en avant se retrouvent, à l'état d'ébauches, chez *Leidyosuchus* (Mook 1925, fig. 47 F, I) qui est considéré comme un Crocodylinae crétacé par la plupart des auteurs (Källin 1955 ; Romer 1956 ; Kuhn 1968).

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Le crâne de Bézian et ceux d'Artenay sont proportionnellement plus allongés que ceux de *Diplocynodon ratelii*. Il n'y a pas d'amorce de cloison médiane des narines externes, ni antérieure ni postérieure chez l'adulte, mais seulement un

petit retour en avant du rebord postérieur de la narine, le long du plan médian, chez les individus juvéniles d'Artenay. L'encoche qui, à la limite du prémaxillaire et du maxillaire, sert de logement aux troisième et quatrième dents mandibulaires, est plus accentuée que chez *Diplocynodon ratelii*, mais de même importance que sur le type de *Diplocynodon steineri* (Hofmann 1885, pl. XII, fig. 2). Les dents ont les mêmes proportions entre elles. En face ventrale, les fosses palatines et les choanes ont la même position et les mêmes caractères que chez l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy.

Par comparaison à *Diplocynodon ratelii*, la mandibule est plus étroite et plus pointue vers l'avant. L'angle que forment entre eux les deux dentaires est nettement plus faible, comme on peut le constater sur la mandibule de Schönegg (type de *Diplocynodon styriacus*) figurée par Hofmann (1885, pl. XIV, fig. 1) et Berg (1966, pl. III, fig. 18) et, au niveau du point le plus postérieur de la symphyse mandibulaire, la largeur de chaque dentaire est plus petite. La symphyse mandibulaire arrive légèrement plus en arrière que chez *Diplocynodon ratelii*.

Par contre, la morphologie et les proportions diverses (voir tableau 2) sont identiques ou extrêmement proches de celles des pièces d'Eibiswald. Il apparaît donc que la forme de Bézian et d'Artenay est assez nettement différente de celle de Saint-Gérard-le-Puy et, au contraire, à peu près identique aux formes autrichiennes de la MN5. Nous la placerons donc dans l'espèce *Diplocynodon styriacus*.

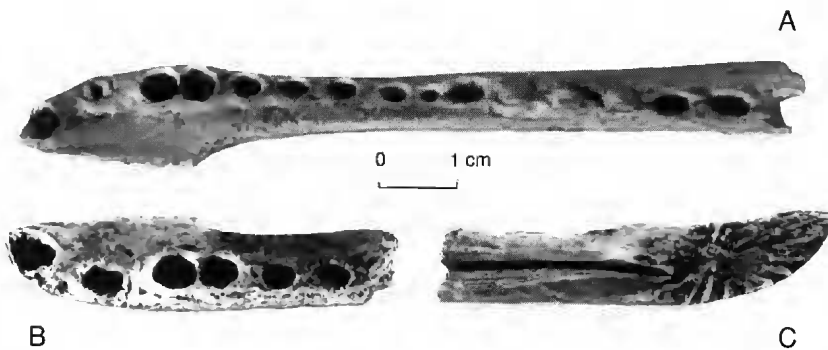


FIG. 8. — A, dentaire droit juvénile de Bézian (Be 7701), face occlusale. B, C, dentaire gauche juvénile d'Artenay (Ar 1367) ; B, face

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE DE *Diplocynodon styriacus*

Les gisements ayant livré les pièces-types de *Diplocynodon styriacus* et de *Diplocynodon steineri* sont considérés comme du même âge qu'Eibiswald, qui est placé dans la MN5 (De Bruijn *et al.* 1992). Bézian est de l'âge de La Romieu classique (MN4b) et Artenay un peu plus bas (MN4a). Par contre, les pièces trouvées dans les faluns sont difficilement datables. En effet, ces couches marines contiennent des faunes contemporaines de la mer des faluns (MN5) mais renferment aussi, dans les faluns situés au

nord de la Loire, un fort contingent de pièces remaniées des sables continentaux sous-jacents qui sont datés de la MN3a (Ginsburg 1989). De toutes les pièces de *Diplocynodon* provenant de ces faluns, la seule déterminable au niveau spécifique est le fragment antérieur de dentaire gauche (Fs 5524) figuré par Antunes & Ginsburg (1989, pl. III, fig. 1) et qui provient de Pontigné. L'angle étroit que fait l'axe de ce dentaire avec le plan de la symphyse ainsi que le peu de largeur de ce dentaire au niveau de la pointe arrière de la symphyse indiquent nettement qu'il s'agit de *Diplocynodon styriacus*. Pontigné, qui vient d'être réétudié récemment (Ginsburg & Bonneau

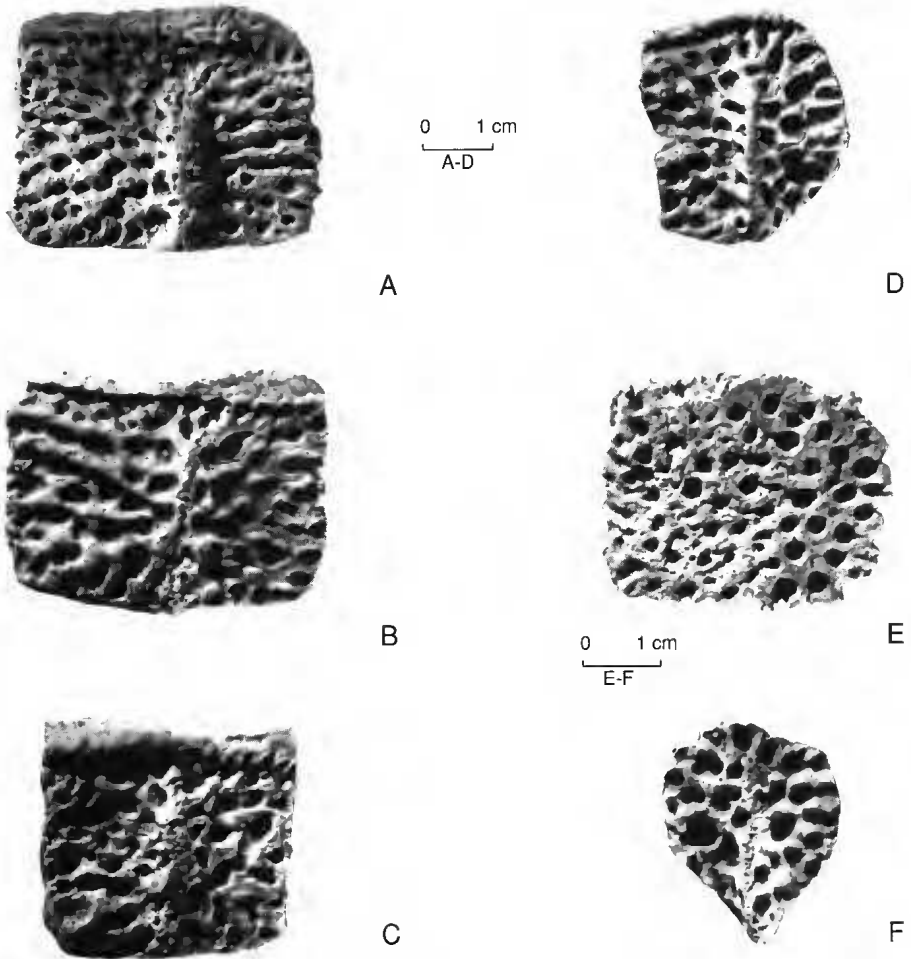


FIG. 9. — *Diplocynodon styriacus*. Ostéodermes de Bézian, face externe. A-C, plaques dorsales droites (Be 8401 c, d, e). D, E, plaques latérales droites (Be 8401 j, n). F, plaque ventrale (Be 8401 p).

TABLEAU 2. — Tableau des formules dentaires et proportions des différentes espèces de *Diplocynodon*. Colonne 1 : proportion du crâne $100 \times l/L$. L = longueur du crâne ; l = largeur du crâne. Colonne 2 : formule dentaire = nombre de dents prémaxillaires + nombre de dents maxillaires, sur nombre de dents mandibulaires. Colonne 3 : proportion de la mandibule $100 \times h/l_1$. h = hauteur de la mandibule au niveau du diastème entre la septième et la huitième dent. l_1 = distance prise de l'espace séparant la troisième de la quatrième dent à la pointe de la dixième dent mandibulaire (cf. Berg 1966, fig. 3). Colonne 4 : proportion de la symphyse mandibulaire (cf. Berg 1966, fig. 3). $100 \times L/h$.

Espèces	Crâne l/L	Formule dentaire	Mandibule h/l ₁	Symphyse L/h
<i>D. levantinus</i>	—	—	28	210
<i>D. styriacus</i>	45-50	$\frac{5+?18}{19}$	27	245
<i>D. styriacus</i> Bézian	50	$\frac{5+17}{19}$	22,7-30,6	222-297
<i>D. styriacus</i> Artenay	44	$\frac{5+17}{19}$	23,6-27,7	[235]-268
<i>D. rateli</i>	55	$\frac{5+16-17}{17-19}$	24-28	210-230
<i>D. gervaisi</i>	60	$\frac{?}{19}$	27,5-29,5	232
<i>D. hantoniensis</i>	60	$\frac{5+17}{20}$	30-40	180-185
<i>D. tormis</i>	45	$\frac{5+17}{19-20}$	—	—
<i>D. darwini</i>	60-65	$\frac{5+18}{20-23}$	40-50	170-190

1995) est typique d'un gisement renfermant à la fois des fossiles d'âge MN5 et d'autres d'âge MN3. Il y a à la base des couches continentales de l'âge de celles des Beilleaux et de La Brosse (MN3a) et au-dessus du falun langhien. La pièce Fs 5524 provient certainement de la couche supérieure car elle a la patine noire, caractéristique des pièces des faluns et a été récoltée à une époque où les sables continentaux sous-jacents n'affleuraient pas. Mais la couche supérieure (le falun langhien) contient à la fois des pièces d'âge langhien et des pièces remaniées provenant des couches sous-jacentes continentales. On ne peut donc pas dire de quel niveau la pièce Fs 5524 provient et si elle a été ou non remaniée. En conclusion, la seule certitude est que *Diplocynodon styriacus* est connu dans la MN4 (Artenay, Bézian) et la MN5 (Syrrie). Les quelques dents retrouvées à Sansan (MN6) appartiennent à *Diplocynodon* mais on ne peut affirmer qu'il s'agisse de la même espèce, ce qui est cependant hautement probable. Nous les désignerons comme *Diplocynodon* cf. *styriacus*.

PHYLOGÉNIE DU GENRE *Diplocynodon*

Un nombre assez élevé d'espèces ont été décrites dans le Tertiaire d'Europe : ce sont principalement *Diplocynodon hallensis*, *D. darwini* et *D. ebertsi* de l'Éocène moyen, *D. hantoniensis* de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène inférieur, *D. gervaisi* de l'Oligocène inférieur, *D. ratelii*, *D. gracilis* et *D. aeduicus* du Miocène inférieur (MN2), *D. styriacus*, *D. steineri* et *D. butikonensis* de la fin du Miocène inférieur et du Miocène moyen, enfin *D. levantinus* du Miocène supérieur (ou du Pliocène).

Nous ne tiendrons pas compte des formes attribuées autrefois à *Diplocynodon* et que Berg (1966 : 42) a déjà rejetées de ce genre (*D. bolcensis*, *D. depressifrons*, *D. haeckeli*, *D. rollinatti*, *D. vicetinus* et *D. plenidens*). Nous avons vu plus haut que *D. gracilis* et *D. aeduicus* sont les synonymes juniors de *D. ratelii* et que *D. styriacus*, *D. steineri* et *D. butikonensis* ne font qu'un.

Le plus ancien gisement ayant livré des restes de *Diplocynodon* est Cernay, dans le Paléocène

(Russell *et al.* 1982). Cette forme n'a malheureusement pas encore été décrite.

Dans le Lutétien, l'espèce la mieux connue est *Diplocynodon darwini* (Ludwig 1877). Elle provient de Messel où plusieurs crânes et deux squelettes complets ont été découverts (Keller & Schaal 1988, figs 167-169). Du même gisement de Messel provient un matériel moins important rapporté à une autre espèce : *Diplocynodon ebertsi* (Ludwig 1877). Berg (1966) l'a examiné en détail et a beaucoup hésité sur une possible mise en synonymie. Les deux formes ont la même taille, les mêmes proportions du crâne et de la mandibule, les mêmes implantations dentaires et proviennent du même gisement. Les deux seules différences observées sont relatives aux dents :

– chez *D. ebertsi*, les troisième et quatrième dents prémaxillaires ainsi que les neuvième et dixième dents maxillaires sont, avec un diastème basal supérieur, plus fortes que leurs homologues de *D. darwini* alors que les autres dents prémaxillaires, maxillaires et mandibulaires sont de même taille ;

– l'autre caractère porte sur l'émail dentaire, qui est cannelé chez *D. ebertsi* et lisse chez *D. darwini*, encore que chez cette dernière espèce il y ait

occasionnellement des cannelures (certes faibles, mais nettes).

Les différences de force de certaines dents peuvent assez simplement s'interpréter comme des différences liées au sexe. Une telle interprétation ne peut être appliquée pour le cas des cannelures, mais ici encore l'argumentation n'est pas probante car il y a des intermédiaires indiscutés. On ne peut donc guère échapper à la pensée qu'il s'agit seulement de variations individuelles. On voit mal comment écologiquement deux formes appartenant à un même genre, de même taille, auraient pu coexister dans un même gisement, d'autant qu'il y avait déjà dans le même gisement au moins trois autres crocodiliens bien caractérisés (*Allognathus haupti*, *Pristichampsus rollinatti* et *Asiatosuchus germanicus*). Nous proposons donc de mettre *D. ebertsi* en synonymie avec *D. darwini*.

De la même époque, mais du gisement voisin de Geiselthal, a été décrite une espèce de *Diplocynodon* : *D. hallensis* Kuhn, 1938. Berg note que cette espèce ressemble de très près à *D. darwini*. La taille est la même, les proportions du crâne sont les mêmes. Les dents, dont on n'a pas le nombre exact, semblent cependant un peu plus nombreuses : deux de plus à chaque mâchoire. Ces différences ne nous paraissent pas suffisantes pour valider une séparation spécifique. Aussi, en attendant un autre verdict qui ne peut venir que de l'étude d'un matériel nouveau, nous considérerons *D. hallensis* comme un synonyme junior de *D. darwini*.

Un peu plus haut dans la série stratigraphique, une autre espèce a été décrite, provenant des Lower Headon Beds du Hordwell dans le Hampshire en Angleterre : *D. hantoniensis*. Elle provient donc du Ludien. Le crâne a les mêmes proportions que celui de *D. darwini*, les dimensions générales et le nombre des dents sont comparables mais la mandibule est proportionnellement plus basse et surtout une forte encoche apparaît entre la dernière dent prémaxillaire et la première dent maxillaire pour servir de logement aux deux crocs de la mâchoire inférieure. Ce caractère se retrouvera chez toutes les espèces plus récentes et on peut le considérer comme une apomorphie qui apparaît au Ludien.

Cependant, ce caractère est encore inconstant

TABLEAU 3. — Répartition stratigraphique des *Diplocynodon*.

Miocène	MN7-10	<i>D. levanticum</i>	
	MN6		<i>D. cf. styriacus</i>
	MN4-5		<i>D. styriacus</i>
	MN3		
	MN2		<i>D. ratelli</i>
	MN1		
Oligocène			<i>D. gervaisi</i>
Éocène	supérieur	<i>D. tormis</i>	<i>D. hantoniensis</i>
	moyen		<i>D. darwini</i>
	inférieur		
Paléocène		<i>Diplocynodon</i> sp	

dans le Hordwell et c'est sur ce point que Wood (1849) a distingué deux espèces dans ce gisement, *D. hantoniensis* ne présentant pas d'encoche visible en *norma dorsalis* et *C. hastingsiae* n.sp. en présentant une très accentuée, bien visible en *norma dorsalis*. Nous retiendrons l'espèce *D. hantoniensis* (Wood, 1844) comme seule valide et *C. hastingsiae* comme un synonyme junior.

Diplocynodon gervaisi (Aymard, 1856) provient de l'Oligocène inférieur de Ronzon. Les proportions du crâne figuré par Berg (1966, pl. 2, fig. 11) sont les mêmes que ceux de *D. darwini* et *D. hantoniensis*, la hauteur de la mandibule, en fonction de sa longueur, est la même que chez *D. hantoniensis* et l'échancrure de la mâchoire supérieure au niveau de la limite prémaxillaire-maxillaire est aussi nettement présente que chez *D. hantoniensis*. Deux caractères différents sont cependant visibles sur la figure donnée par Berg (1966, pl. 2, fig. 11) : d'une part les orbites sont plus larges, avec rétrécissement de la largeur du maxillaire à ce niveau, d'autre part les fosses temporales supérieures sont plus rondes. Nous possédons, de plus, dans les anciennes collections de l'École des Mines de Paris aujourd'hui déposées au Muséum de Paris, les deux dentaires d'une même mandibule du *Diplocynodon* provenant de l'Oligocène moyen (MP26) de Saint-André près de Marseille. Le nombre des alvéoles dentaires est 19 et 19, les proportions de la mandibule sont 29,5 et 27,5, et celles de la symphyse 2,32. Ce dernier chiffre est beaucoup plus proche de celui de *Diplocynodon ratelii* que de *Diplocynodon hantoniensis*. Nous considérerons donc l'espèce *Diplocynodon gervaisi* comme valable.

Jehenne a décrit et figuré (1970, figs 1-4, pls I-IV) quelques pièces de *Diplocynodon* provenant de Villebramar (Oligocène inférieur - niveau MP22) et de La Milloque (Oligocène supérieur - niveau MP29). Malheureusement, ces restes sont trop incomplets pour qu'on puisse les attribuer avec certitude à une espèce précise. La pièce de Villebramar appartient peut-être à *Diplocynodon gervaisi* et celles de La Milloque à *Diplocynodon ratelii*. On remarque cependant que la mandibule décrite de La Milloque LM1968-8 (Jehenne 1970, pl. III) correspond plus à celle de *Diplocynodon ratelii* de Saint-Gérard-le-Puy qu'à

celle de *Diplocynodon hantoniensis* du Hordwell figuré par Berg (1966, pl. 2, fig. 9) et le maxillaire de La Milloque (Jehenne 1970, pl. 1, fig. 2) semble plus évolué que celui de Villebramar (Jehenne 1970, pl. 1, fig. 1).

En attendant un meilleur matériel, nous désignons le matériel de Villebramar sous l'appellation de *Diplocynodon* aff. *gervaisi*, comme Jehenne l'a fait, et le matériel de La Milloque sous la dénomination de *Diplocynodon* aff. *ratelii*.

Ainsi *Diplocynodon darwini*, *D. hantoniensis*, *D. gervaisi* et *D. styriacus* forment une petite lignée anagénétique acceptable. Il semble que ce ne soit pas le seul rameau de *Diplocynodon*. En effet, différents gisements du bassin du Duero (Province de Salamanque, Espagne) étalés sur trois biozones de l'Éocène supérieur (limite MP13 - MP14 à MP17) ont livré un matériel nombreux et fragmentaire qu'Ortega (1990) a étudié et rassemblé sous la désignation de *Diplocynodon* sp. Une tête complète a permis à Buscalioni *et al.* (1992) d'établir une espèce nouvelle, *Diplocynodon tormis*. Cette forme n'entre pas dans la lignée ci-dessus décrite. En effet, *D. tormis* montre :

- a) des orbites presque aussi rondes que chez *Leidyosuchus* ;
- b) un supraoccipital participant plus (d'après les auteurs) à la face supérieure de la table crânienne que chez *Diplocynodon darwini*, *D. ratelii* et *D. styriacus* ;
- c) une forte échancrure au niveau de la suture prémaxillaire-maxillaire, comme chez *Leidyosuchus* et à l'inverse de *Diplocynodon darwini* ;
- d) *D. tormis* montre par ailleurs un crâne extrêmement allongé avec un rapport l/L voisin de 44, ce qui correspond à un crâne plus allongé que chez *Diplocynodon styriacus*.

Diplocynodon tormis correspond donc à une lignée de *Diplocynodon* différente de celle qui mène à *Diplocynodon styriacus*. La séparation est antérieure au Lutétien, époque à laquelle vivait *Diplocynodon darwini*. Il serait intéressant de savoir si le *Diplocynodon* signalé (mais non déterminé spécifiquement) dans le Paléocène du bassin du Duero par Ortega (1990) appartient à une de ces lignées ou est antérieur à la dichotomie. Enfin, Huene & Nikolov (1963) ont signalé à la base du Pliocène moyen de Bulgarie quelques

restes de Crocodylien sous le nom de *Diplocynodon levantanicum* n.sp. L'âge de ce fossile est bien incertain. D'une part ce que les géologues d'Europe centrale et orientale appelaient Pliocène inférieur en 1963 est aujourd'hui unanimement rapporté au Miocène supérieur, d'autre part il n'y a aucun bon repère stratigraphique pour placer en Bulgarie tant la limite Miocène moyen-Miocène supérieur que la limite Miocène supérieur-Pliocène. On en est réduit à des conjectures. Huene & Nikolov situent les lignites d'où proviennent les restes de *Diplocynodon levantanicum* au même niveau stratigraphique que les lignites des environs de Dimitrovgrad d'où provient le *Dorcatherium bulgaricum* décrit par Bakalov & Nikolov en 1962. Mais paléontologiquement ce *Dorcatherium* n'indique rien. Il n'a jamais été retrouvé ailleurs et sa taille est telle qu'il ne peut être rattaché ou même rapproché d'aucune espèce ni d'aucune lignée de *Dorcatherium* déjà connue. Ce *Dorcatherium bulgaricum* est sensiblement deux fois plus petit que le *Dorcatherium navi* (Kaup) d'Eppelsheim ; le *Dorcatherium enustum* (Lartet) de Sansan ; les *Dorcatherium minus* et *D. major* (Lydekker) des Siwaliks ; le *Dorcatherium* sp. des Siwaliks signalé par Colbert (1935) ; et le *Dorcatherium chappuisi* (Arambourg) du Kenya. Il est à noter que tous ces *Dorcatherium* sont d'âge Miocène, la plupart d'âge Miocène moyen, certains du Miocène inférieur, d'autres du Vallésien (les moins nombreux d'ailleurs), ou de la base du Turolien (De Bruijn *et al.* 1992). En Turquie, où quelques restes de *Dorcatherium* ont été retrouvés, les plus récents atteignent seulement la limite MN9-MN10 (Sen *in litteris*). Aussi nous plaçons la limite supérieure d'âge possible du *Diplocynodon levantanicum* au Vallésien. Le *Diplocynodon* de Bulgarie est principalement représenté par un dentaire avec quinze alvéoles conservés, et une symphyse en bon état. Il s'agit bien d'un *Diplocynodon*, comme le montre les troisième et quatrième dents développées en véritables crocs. L'angle de la mandibule est très faible, comme il sied à un *Diplocynodon* de cet âge. Mais les proportions de la mandibule et surtout de la symphyse correspondent mieux avec celles de *Diplocynodon* de Saint-Gérard-le-Puy qu'avec celles de l'Orléanais, de Bézian et de

Styrie, comme l'a déjà remarqué Berg. La brièveté de la symphyse mandibulaire doit être constante chez la forme bulgare car sur le grand fragment du dentaire, sur lequel a été calculé l'indice de proportion de la symphyse mandibulaire, celle-ci s'arrête en arrière au niveau de l'avant de la quatrième dent. Sur un autre fragment (Huene & Nikoloff 1963, pl. 30, fig. 2) elle s'arrête encore beaucoup plus antérieurement, au niveau de l'avant de la troisième dent. La forme bulgare ne s'intègre donc pas à la lignée qui mène à *Diplocynodon styriacus*. Il est possible que ce *Diplocynodon* appartienne à un rameau issu de *Diplocynodon tornis* chez qui la symphyse est particulièrement courte.

Finalement, le genre *Diplocynodon* est bien connu en Europe à l'Éocène moyen avec *D. darwini* (= *D. ebertsi* = *D. hallensis*), se poursuit dans l'Éocène supérieur avec *D. hantoniensis* (= *D. hastingiae*), forme qui voit l'apparition de l'échancrure prémaxillaire-maxillaire pour loger les crocs inférieurs (troisième et quatrième dents mandibulaires), puis avec *D. gervaisi* de l'Oligocène. Au début du Miocène (à l'Agénien moyen, ou MN2a) apparaît *D. ratelli* (= *D. gracilis* = *D. uclucius*) dont le crâne est plus svelte et les nasaux plus longs, en avant, atteignant le bord postérieur de la narine externe. Puis, à l'Orléanien, le genre montre un crâne encore proportionnellement plus allongé (ou étroit) et une mandibule plus étroite avec *D. styriacus* (= *D. steineri* = *D. butikonensis*). Une autre lignée, plus discrète, pourrait être représentée par *D. tornis* et *D. levantanicum*.

CONCLUSION

Cette étude, dont le prétexte a été la découverte de deux crânes juvéniles de *Diplocynodon* à Artenay et d'une tête complète d'adulte à Bézian, a conduit aux résultats suivants :

- 1) le genre *Diplocynodon* est à inclure dans la sous-famille des Crocodylinae ;
- 2) les *Diplocynodon* d'Artenay et de Bézian appartiennent à l'espèce *D. styriacus* ;
- 3) une seule espèce est reconnue au Lutétien (*D. darwini*), une seule au Ludien (*D. hantoniensis*), une seule dans l'Oligocène (*D. gervaisi*), une

seule à l'Agénien (*D. ratelii*) et une seule aussi pour l'Orléanien et peut-être le début de l'Astaracien (*D. styriacus*). Ces espèces forment une lignée anagénétique ;

4) le gisement le plus récent d'Europe occidentale à avoir livré *Diplocynodon* est Sansan (MN6), où cependant l'espèce est très rare. Le refroidissement et l'assèchement du climat sont logiquement responsables de cette extinction.

Remerciements

Au terme de ce travail, nous tenons à remercier Mme F. de Lapparent de Broin, qui nous a grandement aidés dans la détermination des sujets juvéniles d'Artenay et S. Sen qui nous a guidés dans la discussion sur l'âge du *Diplocynodon* de Bulgarie. Nous remercions aussi MM. D. Serrette et L. Merlette, à qui sont dues les photographies, ainsi que Mme F. Pilard qui a réalisé les dessins.

RÉFÉRENCES

- Antunes M. T. & Ginsburg L. 1989. — Les Crocodyliens des faluns miocènes de l'Anjou. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 11(2) : 79-99.
- Bakalov P. & Nikolov I. 1962. — *Les fossiles de Bulgarie. X. Mammifères tertiaires*. Académie des Sciences de Bulgarie, Sofia, 162 p.
- Berg D. E. 1966. — Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abhandlungen des hessischen Landesamtes für Bodenforschung* 52: 1-105.
- Bruijn H. de, Daams R., Daxner-Höck G., Falhbusch V., Ginsburg L., Mein P. & Morales J. 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reimsburg 1990. *Newsletter of Stratigraphy* 26 (2-3): 65-118.
- Buffetaut E. & Cornée J. J. 1982. — Le crocodylien *Diplocynodon* (Eusuchia, Alligatoridae) dans la « série du gypse d'Aix » à Venelles (Bouches-du-Rhône, France). *Genbios* 15(2) : 209-215.
- Buscalioni A. D., Sanz J. L. & Casanovas M. L. 1992. — A new species of the eusuchian crocodile *Diplocynodon* from the Eocene of Spain. *Neues Jahrbuch für Paläontologie Abhandlung*, Stuttgart 187 (1) : 1-29.
- Colbert E. H. 1935. — Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. *Transactions of the American Philosophical Society*, N. S. 26: 1-401.
- Gervais P. 1859. — *Zoologie et Paléontologie française*. 2^e édition, 544 p., Bertrand éditeur, Paris.
- Ginsburg L. 1989. — Les mammifères des sables du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 11(2) : 101-121.
- Ginsburg L. & Bonneau M. 1995. — La succession des faunes de mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 16, (1994-1995) (2-4) : 313-328.
- Hofmann A. 1885. — Crocodyliien aus dem Miocän der Steiermark. *Beiträge zur Paläontologie von Osterreich-Ungarn*, 5: 26-35.
- Huene F. & Nikoloff I. 1963. — Ein pliozänes Krokodil in Bulgarien. *Neues Jahrbuch für Geologie*, Stuttgart 118: 266-271.
- Huxley T. H. 1859. — On the dermal armour of *Crocodylus hastingiae*. *Quarterly Journal of the Geological Society London* 15: 678-680.
- Iordansky N. N. 1973. — The skull of *Crocodylia in: Biology of the reptilia*, volume 4. Morphology D, 3: 201-262. Academic Press London and New York.
- Jehenne Y. 1970. — Étude de restes de Crocodyliens stampiens du Bassin d'Aquitaine. *Bulletin des Sciences de la Terre de l'université de Poitiers* XI : 1-11.
- Kälin J. A. 1933. — Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Krokodylidenschädels. *Zoologische Jahrbuecher Abteilung für Anatomie-Ontogenie* 57: 535-714.
- 1955. — *Crocodylia in J. Piveteau : Traité de Paléontologie*, 5 : 695-784. Masson, Paris.
- Keller T. & Schall S. 1988. — Krokodile – urtümliche Grossechren in Schaal & Ziegel: Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens: 109-118. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt-am-Main.
- Kuhn O. 1968. — *Die vorzeitlichen Krokodile*, Verlag Oeben, Krailing bei München, 124 p.
- Lecoqtre Ctesse P. 1910. — Les formes diverses de la vie dans les faluns de la Touraine. IX : Les Sauriens des faluns de la Touraine. *La feuille des jeunes naturalistes* suppl. 479 : 1-3.
- Ludwig R. 1877. — Fossile Crocodyliien aus dem Oligozän des Mainzer Tertiärbeckens. *Neues Jahrbuch für Mineralogie*: 74-77.
- 1877. — Fossile Crocodyliien aus dem Tertiärformation des Mainzer Beckens. *Paleontographica*, suppl. 3: 1-52.
- Lydekker R. 1887. — Note on the Hordwell and other Crocodylians. *Geological Magazine*, N. S. 3 (4): 307-312.
- Meyer H. von 1856. — *Crocodylus bütikonensis*, aus der Süßwasser-Molasse von Bütikon in der Schweiz. *Paleontographica*, 4 (3): 67-71.
- Michard J. G., Broin F. de, Brunet M. & Hell J. 1990. — Le plus ancien néosuchien spécialisé à

- caractères « éosuchiens » du continent africain (Crétacé inférieur, Cameroun). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* série 311, 11 (2) : 365-371.
- Mook C. 1925. — A revision of the Mesozoic *Crocodylia* of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 51(9): 319-432.
- Ortega F. 1990. — *Descripcion anatomica de fragmentos craneales y mandibulares de Diplocynodon Pomel, 1847 (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno de la cuenca del Duero, discusion sistematica*. Thèse, Université de Salamanca.
- Pomel A. 1846. — Mémoire pour servir à la géologie paléontologique des terrains du département de l'Allier. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 2, 3 : 353-373.
- 1847. — Note sur des animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 2, 4 : 378-385.
- 1853. — *Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier*. J. B. Baillière éditeur, Paris, 193 p.
- Roger O. 1910. — Ein fossiles Krokodile von Dechbetten bei Regensburg. *Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Regensburg* 12: 160-167.
- Romer A. S. 1956. — *Osteology of the Reptiles*. University Chicago Press, 772 p.
- Russell D. E. 1982. — Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basins. *Geologisches Jahrbuch A* 60: 5-74.
- Schumacher G. H. 1973. — The head muscles and hyolaryngeal skeleton of Turtles and Crocodylians in: *Biology of Reptiles*, volume 4, Morphology D, 2: 101-199. Academic Press London and New York.
- Steel R. 1973. — *Crocodylia*, in: *Handbuch der Paläoherpetology*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 116 p.
- Thenius E. 1955. — Zur systematischen Stellung von *Crocodylus (Alligator) styriacus* Hofmann. *Anzeiger Österreichische Akademie der Wissenschaften* 11: 185-189.
- Vaillant L. 1872. — Étude zoologique sur les Crocodyliens fossiles tertiaires de Saint-Gérard-le-Puy. *Annales des Sciences géologiques* 3 (1) : 1-58.
- Wood S. 1850. — The fossil *Reptilia* of the London clay. II – *Crocodylia*. *Palaeontological Society of London*: 1-50.

*Manuscrit soumis pour publication le 2 octobre 1995 ;
accepté le 16 avril 1996.*